

Tartu Ülikool

Loodus -ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Marili Sell

**MULLA- JA ÕHUNIISKUSE MÕJU
ARUKASE (*Betula pendula*) KASVULE**

Magistritöö keskkonnatehnoloogia erialal

Juhendaja: vanemteadur Anu Sõber

Tartu 2016

Mulla- ja õhuniiskuse mõju arukase (*Betula pendula*) kasvule

Põhjalaiuskraadidel on ennustatud kliimasoojenemist, sademe hulga suurenemist ja seega ka õhuniiskuse suurenemist, mis võivad suuresti mõjutada taimede kasvu ja elutegevust. Looduslikes tingimustes kunstlikult suurendatud õhuniiskusega välikatsel FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*) on täheldatud puu kasvu vähenemist. Mullaniiskuse ning õhuniiskuse mõju uurimiseks kasvatati kontrollitud tingimustega kasvukambrites arukase (*Betula pendula*) taimi.

Taimede, mis kasvasid erinevatel õhuniiskustel ja stabiilsel mullaniiskusel, tüve juurdekasvule suurenenud õhuniiskuse mõju ei avaldanud kuid kohanemisreaktsioonina suurenes peenjuurte ning lehtede kuivmassi suhe. Teises katses kasvasid taimed erinevatel mullaniiskustel (35%-85%) ning stabiilsel õhuniiskusel, kus tüve, juurte ja lehtede juurdekasv oli maksimaalne erinevatel mullaniiskustel, vastavalt siis 65%, 50% ja 75% juures maksimaalsest mulla veemahtuvusest. Oli selgelt näha, et taim kohaneb kuivemale keskkonnale maa-aluse biomassi suurendamisega ja see toimus maapealse biomassi arvelt. Mullaniiskuse suurenemine põhjustas summaarse biomassi järsku vähenemist ning liigniiskes mullas oli kasv väga kidur.

Et mullaniiskuse FAHMi niisutusringides on olnud tihti suurem kui 65%, õhuniiskuse suurendamine optimaalsel mullaniiskusel kasvukambrites arukase kasvu ei pidurdanud ja kasv oli väga tundlik liigniiskusele võis õhuniiskuse negatiivne mõju välikatses FAHM tõesti olla põhjustatud mulla liigniiskusest.

Märksõnad: *Mulla- ja õhuniiskuse, biomassi paigutus, puutüve ruumala indeks, peenjuured.*

The effects of soil moisture and air humidity to the growth of Silver birch (*Betula pendula*)

The predicted increase of atmospheric temperatures, precipitation and therefore also air humidity in northern latitudes would have a significant influence on plants' growth and functioning. The studies about tree growth in response to elevated air humidity in Estonian unique free air humidity manipulation experiment (FAHM) showed decline in trees growth.

To find out the impact of soil moisture co-occurrence with air humidity, silver birch (*Betula pendula*) seedlings were grown in controlled growth chamber experiment. Firstly, plants grown in stable soil moisture, but different air humidity had no significant effect on tree stem volume growth in stable soil moisture throughout the experiment, but acclimation in the fine roots and leaf drymass ratio was notable. Secondly, plants grown in stable air humidity, but various soil moistures, showed difference maximal growth in different plant parts – stem, roots, leaves had better growth maximum respectively in 65%, 50% and 75% soil moisture. In dry soils the acclimation in belowground biomass was at the expense of aboveground biomass and the biomass growth declined in wet soils.

Soil moisture in FAHM experiment has often been over 65% and in this growth chamber experiment elevated humidity had no effect on silver birch tree growth and also trees were very sensitive to waterlogging, so we can conclude that the negative effect on tree growth in FAHM experiment can be indeed be caused by elevated soil moisture.

Keywords: *air humidity, soil moisture, transpiration, biomass allocation, tree stem volume, fine roots.*

SISUKORD

Sissejuhatus.....	6
1.1. Õhutemperatuuri ja sademete hulga suurenemine	6
1.2. Õhuniiskuse mõju.....	7
1.3. Mullaniiskuse mõju.....	9
1.3.1. Mullaniiskuse mõju taimede kasvule ja sellega seotud füsioloogilistele parameetritele	9
1.3.2. Muutused taimede biomassi paigutuses mulla defitsiidi ja liigniiskuse korral	11
1.4. Magistritöö eesmärgid.....	13
2. Materjalid ja metoodika.....	14
2.1. Katse ülesehitus.....	14
2.2. Parameetrite mõõtmise	15
2.2.1. Puude mullaniiskuse määramine ning veekadu	15
2.2.2. Taime transpiratsioonivoo arvutamine	15
2.2.3. Puude kasvuparameetrid	16
2.2.4. Juuretippude loendamine	17
2.3. Andmete statistiline analüüs	17
3. Tulemused	18
3.1. Õhuniiskuse mõju.....	18
3.2. Mullaniiskuse mõju.....	20
3.3. Puude maa-aluses ja maapealses osas mullaniiskuse mõjul toimuvad kohanemisprotsessid	21
4. Arutelu.....	26
4.1. Õhu- ja mullaniiskuse mõju	26
4.2. Taime biomassi muutused ja kohanemised erinevates mullaniiskustes.....	28
Kokkuvõte.....	30

The effects of soil and air humidity to the growth of silver birch (<i>Betula pendula</i>)	31
Tänuõnad.....	32
Kasutatud kirjandus	33

SISSEJUHATUS

Kliimamuutused võivad keskkonda küllaltki suures ulatuses muuta, olles ohuks nii ökosüsteemidele, majandusele kui ka inimkonna tervisele. Taimedele on muutuvad keskkonnatingimused sageli elutegevust pärssivad ning stressi tekitavad. Et muutuva kliimaga toime tulla, on taimedel võimalik koos keskkonnatingimustega morfoloogiliselt või funktsionaalselt muutuda ja nii kliimamuutustega kohaneda. Kliima soojenemise mõjul muutuvad ka mitmed teised keskkonnatingimused, mis omakorda taimede kasvu ja kohanemisvõimet muudavad, kuid mille mõju on vähe uuritud. Näiteks võiks tuua sademete hulga suurenemise või süsihappegaasi kontsentratsiooni tõusu, mis taimede kasvule väga olulist mõju avaldavad. Käesolev magistritöö keskendub temperatuuri ja sademete hulga suurenemisest põhjustatud õhu- ja mullaniiskuse suurenemise mõjudele parasvöötme lehtpuumetsades.

1.1. Õhutemperatuuri ja sademete hulga suurenemine

Euroopas, eriti Põhja-Euroopas ennustatakse tulevikuks õhutemperatuuri suurenemist, mille põhjustavad erinevad kasvuhoonegaasid ja eelkõige suurenev süsihappegaasi kontsentratsioon (IPCC, 2013; Jaagus & Mändla, 2014). Prognoosi kohaselt soojenevad Eestis peamiselt talved (Jaagus & Mändla, 2014; Kont et al., 2003), kuid ka üldiselt aasta kohta ennustatakse keskmise õhutemperatuuri suurenemist 3-4 kraadi võrra (Jaagus & Mändla, 2014). Regionaalsed kliimamuutused võivad oluliselt erineda prognoositavast globaalsest keskmisest (Feng & Hu, 2004). Soojenenud atmosfäär on aga suurema veeauru mahutavusega ning suudab rohkem niiskust hoida ja seega suureneb ka õhuniiskus, Euroopa mastaabis eriti Põhja-Euroopas. Eestis suureneb õhuniiskus eeldatavalt 10-20% (Jaagus & Mändla, 2014). Samast uuringust on leitud, et õhuniiskuse tõusuga suureneb pilvkatte hulk ning sademete hulk suureneb veelgi. Sagenevad ka tormid ning muud lühiajalised ekstreemsed ilmastikutingimused.

Süsihappegaasi suurenev hulk põhjustab taimedel fotosünteesi suurenemist ning seda kõige rohkem heitlehistel puuliikidel (Boisvenue & Running, 2006; Davi et al., 2006). Suurenev õhutemperatuur võib samuti summaarset produktisooni tõsta (Boisvenue &

Running, 2006) ja seda eriti siis, kui vesi pole taime jaoks limiteeriv faktor. Kuid nii veepuudus kui ka liigse koguse vee olemasolu võib taimede elutegevust häirida ning kasvu pidurdada. Mõningad taimeliigid on võimelised muutuvate tingimustega kohanema. Kohanemise efektiivsus sõltub nii puu liigist, vanusest ja ka konkurentsist puude vahel metsas (Reyer et al., 2009). Erinevad uued ja eelkõige järsku muutuvad keskkonnatingimused võivad taime elutegevust ka piisavalt häirida, et kohanemine muutunud keskkonnatingimusele on raskendatud ning taastumine stressikonditsioonist on võimatu. Mõningad mudelid ennustavad, et kui sademete hulk talvel ja kevadel kasvab, põhjustades varasuvel liigniiskust, siis alates juulist-augustist võib Eestis sademete hulk isegi väheneda (Jaagus & Mändla, 2014) See tähendab taimedele veelgi intensiivsemat stressi, kuna taim peab kohanema nii liigniiskusega kui ka võimaliku põuatingimuste esinemisega.

Sõltuvalt keskkonnatingimuste muutustest liiguvad erinevate liikide kasvukohad põhja poole. Näiteks boreaalsete metsade lõunapiir võib liikuda veel sel sajandil 500-1000 km põhja poole (Saxe et al., 2001). Lõuna poolt põhja liikuvatel lehtpuudel on paremad kasvutingimused ja suurem produktioon soojemas kliimas ning on siinsetele okaspuudele suureks konkurendiks. Ühe uurimuse järgi on Euroopa metsades tulevikuks keskmiselt 34% kaetud Vahemere tamme puuliigiga (Hanewinkel et al., 2012), mis on väiksema produktiivsusega liik puutööstuse jaoks. Põhja- Euroopa enim levinud lehtpuu on arukask, mis on ka üks peamisi kaubanduslikke suurelehelisi puuliike (Hynynen et al., 2010; Wang et al., 2015). Metsa liigilise koosseisu muutus ja puude juurdekasvu pidurdumine võib tähendada metsaomanikule sissetuleku vähenemist ja metsatööstusele materjali halvenemist (Hanewinkel et al., 2012).

1.2. Õhuniiskuse mõju

Suurenenud õhuniiskuse mõju uurimisel kasvukambrites leiti, et mitmel rohttaimel suurenes niiskemas õhus toitainete sisaldus maapealses biomassis ning produktiivsus oli suurem niiskemas keskkonnas (Leuschner, 2002). Eksperimentaalses välikatses FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*) on aga täheldatud hoopiski puude kasvu pidurdumist. Katses, mis asub Kagu-Eestis Rõka külas Järvelja õppe- ja katsemetskonnas ja kus puud

kasvavad looduslikes tingimustes kontroll- ja suurenenud õhuniiskusega aladel, on puude kasvu pidurdumist suurenenud õhuniiskuse mõjul täheldatud mitmeid aastaid (Kupper et al., 2011; Rosenvald et al., 2014; Sellin et al., 2013, 2015; Tullus et al., 2012).

Õhuniiskuse suurenemisel transpiratsioon lehtedest tavaliselt väheneb (Johnson & Smith, 2008). Suhtelise õhuniiskuse suurenemisel atmosfääris väheneb veeaururõhu defitsiit (ingl. *vapour pressure deficit*, VPD), mis on tegeliku veeauru rõhu erinevus küllastava veeauru rõhust. Väga niiske kliimaga on VPD väiksem, kui tavatingimustes (Kupper et al., 2011). Kui veeauru defitsiit väheneb, siis veeauru rõhkude erinevus taime lehe ja lehte ümbritseva atmosfääri vahel väheneb ja see põhjustabki transpiratsiooni vähenemise (Kupper et al., 2011; Tullus et al., 2012). Transpiratsioon on veeauru difusioon lehe sisemusest, kust toimub aurumine läbi õhulõhede välisõhku. See on vältimatu füüsikaline protsess taimel, mis lehti jahutab, sest aurumine nõuab soojust (Crawford et al., 2012). Et niiskes õhus aurumine väheneb, siis taime veevarustus paraneb ja lehtede temperatuur tõuseb, mis peaksid mõlemad kasvule soodsalt mõjuma.

Vähenenud transpiratsioon võib aga vähendada toitainete liikumist mullas juurte poole (nn. massivoolu vähenemine), mis viib toitainete kontsentratsiooni vähenemisele juurte välispinnal (Cramer et al., 2009). Seega kui VPD suurenenud õhuniiskuse puhul väheneb, siis võib väheneda ka toitainete kättesaadavus ning omastamine. Eriti oluline on toitainete kiire ja efektiivne omastamine kiirekasvulistel puuliikidel, nagu arukask ja hübriidhaab (Daley & Phillips, 2006; Tullus et al., 2012). Suurenenud õhuniiskuse puhul võibki tekkida lämmastiku puudus, mis mõjub taime kasvu pärssivalt (Cramer et al., 2009; Rosenvald et al., 2014; Sellin et al., 2013). Sealjuures on just maapealne biomass osutunud väiksemaks kui tavatingimustes kasvavatel puudel. Hübriidhaava puhul lehestiku kogupindala ei vähenenud (Tullus et al., 2012), arukasel aga lehti lehestiku pindala vähenemist (Sellin et al., 2013).

Peamisteks kohanemisteks kõrgel õhuniiskusel kasvamisel olid mõlemal puuliigil peenjuurte biomassi suurenemine ning peenjuurte ja ka lehtede eripinna suurenemine. Parts et al., 2013 on leidnud suurenenud õhuniiskuses kasvanud arukasel pikemad ning peenemad juured, mis suurendavad juurestiku absorbeerivat pinda. Peenjuurte osakaalu suurendamine on oluline toitainete kättesaadavuse suurendamiseks (Wang et al., 2015).

Õhuniiskuse suurendamine vee pihustamisega mõjutab veidi ka mulla ülemist kihti (Kukumägi et al., 2014). Vähenenud transpiratsioon suurendab samuti mullaniiskust, mis mõjutab oluliselt taime juurte kasvutingimusi (Hansen et al., 2013). Kui muld on liiga niiske, pole seal piisavalt hapnikku ja ei saa toimuda enam efektiivset mullahingamist. Suurenenud õhuniiskusel mullahingamine katses FAHM tõesti tihti vähenes (Kukumägi et al., 2014), mis viitab liigniiskuse esinemisele kõrgema õhuniiskusega aladel.

1.3. Mullaniiskuse mõju

1.3.1. Mullaniiskuse mõju taimede kasvule ja sellega seotud füsioloogilistele parameetritele

Põhjalaiuskraadide jaoks ennustatud sademete hulga suurenemise tagajärjel võib ka mullaniiskus suurenda (IPCC, 2013). Samas on kliima soojenemisega seostatud ka suviseid põuaperioode. Taimedele on nii põud kui ka liigne mullaniiskus stressifaktoriteks, millega tuleb aja jooksul kohaneda. Vesi mullas oleneb väga paljudest asjaoludest, näiteks sellest, kas vesi imbub mulda või toimub hoopis vee äravool. Lisaks toimub vee aurumine maapinnalt ning vee omastamine taime juurte poolt ja aurumine lehtedest ehk transpiratsioon (Ritchie, 1998). On leitud, et mullaniiskuse kättesaadavusest sõltub nii puude suremus (Hogg et al., 2008) kui ka tüve juurdekasv (Latutrie et al., 2015). Optimaalne mullaniiskus, mis tagab taime biomassi maksimaalse juurdekasvu, on liigiti erinev. Kui mulla veesisaldus optimaalsega võrreldes väheneb või suureneb, toimub mõlemal juhul juurdekasvu pidurdumine.

See, kui palju taimes vett olla saab, sõltub suuresti sellest, milline on juurte kaudu omastatava ja transpiratsiooni läbi kaotatava vee vahekord (Sellin & Lubenets, 2010). Erinevate taimede ja taimeliikide tundlikkus põua suhtes sõltub nende hüdraulilisest reguleeritusest (Mitchell et al., 2013). Põua ajal veestressis oleval puul on hüdrauliline juhtivus vähenenud, samuti väheneb transpiratsioon. Et transpiratsioon sõltub peale temperatuuri ja õhuniiskuse veel õhulõhede avatusest, on suurema õhulõhede juhtivusega taimedel ka suurem veekadu (Fanourakis et al., 2013). Kasepuu võra transpiratsioon sõltus suuresti mulla ja lehe vahelisest hüdraulilisest juhtivusest, sest hüdrauliline juhtivus mõjutab

veepotentsiaali muutmise kaudu õhulõhesid (Sellin et al., 2013). Kui taimel ei ole võimalik piisavalt vett omastada, siis taime esimeseks kaitseks ongi õhulõhede sulgemine (Flexas & Medrano, 2002), et ei tekiks liigset veekadu. Suures veepuuduses suureneb kudede veedefitsiit ning selletõttu hakkab vähenema ka turgorrõhk (Nilsen & Orcutt, 1996). Turgorist oleneb rakkude venimine, mis on vajalik taime kasvuks. Veepotentsiaali ja turgorrõhu langus mõjutab kõige rohkem arenemisjärgus olevat taime. Taimedel on oluline hoida veesisaldust tasakaalus. Kui tekib veepuudus, siis osaliselt õhulõhede sulgemisest põhjustatud fotosünteesi aktiivsuse langus piirab taime süsiniku sidumist (Chaves et al., 2002) ning seega pidurdab veelgi biomassi juurdekasvu.

Kasepuu võra transpiratsioonivoog sõltub suuresti mulla ja lehe vahelisest hüdrautilisest juhtivusest, sest see mõjutab õhulõhesid (Sellin et al., 2013). Puu veekasutamise efektiivsus (ingl. *water use efficiency*, WUE) näitab, kui palju süsinikku omastab (või biomassi suurendab) taim sama aja jooksul taimest aurunud vee massiühiku kohta (Tambussi et al., 2007). Leitud on, et kui taimel on tõhusam vee kasutusefektiivsus, siis on õhulõhed tundlikumad veepuudusele ning reageerivad kiiremini, kui taimel on vajalik transpiratsiooni vähendada (Bacon, 2004). Õhulõhed reageerivad otseselt lehe veesisalduse muutusele. Õhulõhede sulgemine tagab lehe veepotentsiaali homeoöstaasi, mis hoitakse piisavalt, et ei tekiks turgori langust (Trifilò et al., 2004). Vastasel juhul närbub taim lihtsalt ära. Õhulõhed suletakse juba nõrga veestressi korral, et hoida võimalikult kõrget lehe veesisaldust fotosünteesi funktsioneerimiseks. Vähesese stressi korral suureneb veekasutusefektiivsus taimel (Chaves et al., 2003). Seda sellepärast, et veekadu piiratakse varem ning intensiivsemalt kui fotosünteesi.

Veepuudus taimes sõltub ka sellest, kuidas puu juurtega saab vett kätte ning kui suur on veekadu transpiratsiooni läbi (Sellin & Lubenets, 2010). Veepuuduses taimel on üldjuhul ka fotosünteesiline aktiivsus kloroplastides pärssitud (Galmés et al., 2007), mis nagu õhulõhede sulguminegi viib süsiniku sidumise ja produktsiooni vähenemisele. Põuastel aladel tuleks kasvatada puuliike, mis on põuale tolerantsemad. Näiteks on Euroopas harilik kuusk (*Picea abies*) hakanud asenduma hariliku ebatsuugaga (*Pseudotsuga menziesii*), kuna viimane on põuale rohkem tolerantsem ning seega kohati produktiivsem (Hanewinkel et al., 2012).

Kui veesisaldus mullas tõuseb optimaalsest kõrgemale, tekib taimel liigniiskusest põhjustatud stress, mille mõjumehhanism on veedefitsiidi mõjust oluliselt erinev. Nimelt

väheneb suureneva veesisalduse korral mullas vaba hapnikku kontsentratsioon (DeLaune et al., 1990). Taimel on mullahapnik elutegevuseks vajalik ning liigniisketes tingimustes on taime juurehingamine ning mulla mikroorganismide elutegevus häiritud (Nilsen & Orcutt, 1996). Hapnik lahustub vees halvasti ja difundeerub väga aeglaselt ning seetõttu on taime juurtel hapniku puudus ja sellist seisundit nimetatakse hüpoksiaks. Üleujutuse korral väheneb taime transpiratsioon ning hapniku puudusel on taimejuure veejuhtivus häiritud ja juurdekasv kidur, sellega on häiritud ka toitainete ja vee liikumine taime maaepalsetesse osadesse (Nilsen & Orcutt, 1996). Takistatud on võrsete kasv ning ka lehtede biomassi suurenemine. Fotosünteesivat pinda taimel on vähem ning kokkuvõttes väheneb kogu taime juurdekasv (Wang et al., 2015). Liigniiskuse stressi on palju vähem uuritud kui veestressi, erandiks on uuringud vees kasvava riisi kohta (Nishiuchi et al., 2012).

1.3.2. Muutused taimede biomassi paigutuses mulla defitsiidi ja liigniiskuse korral

Stressis oleva taime puhul on oluline, kuhu fotosünteesi produktid suunatakse ehk millistesse funktsionaalselt kõige aktiivsematesse taimeosadesse rohkem investeeritakse. Üks võimalus on fotosünteesiliselt aktiivsetesse lehtedesse, mis toodaksid veel enam primaarprodukti (suhkrut ja tärklist), et sellest saadava energia abil stressitingimustega kohaneda. Teiseks võimaluseks on investeerida peenjuurtesse, et absorbeerida rohkem vajalikke toitaineid. Taim peaks suunama oma erinevate osade kasvu nii, et peamised ressursid nagu valgus, vesi ja mineraalained oleksid tasakaalustatult kättesaadavad.

On teada, et transpiratsiooni kõikumine ja toitainete kättesaadavus mõjutab oluliselt maa-alust biomassi. Juurte reaktsioonid annavad märku mulla vee kättesaadavusest, kuna juured on esimesed organid, mis muutuvad mullaniiskust tunnetavad (Durand et al., 2016). Rohkem on andmeid veestressi kui liigniiskuse kohta. Juurte, nagu ka kogu taime kasv on veestressi korral üldiselt pidurdunud (Bengough et al., 2011; Possen et al., 2011).

Teooria ressursside optimaalsest paigutamisest (*ingl. optimal resource partitioning theory*) kohaselt suureneb absorbeeriva juurepinna hulk, kui taimel on veepuudus (Bloom et al., 1985; McCarthy & Enquist, 2007). Aastase sademete hulga vähenemisel on leitud, et peenjuurte biomass, absorbeeriv pind ja juurte ning lehtede biomassi suhe suurenesid (Durand et al., 2016; Hertel et al., 2013). Durand et al., 2016 leidsid, et lehtede kasv oli

veepuuduse korral pidurdunud ja maapealne biomass oli väiksem. Veedefitsiit mõjutab siiski rohkem tüve ning peenjuurte kasvu (Leuschner et al., 2001).

Harilik müürlook (*Arabidopsis thaliana*) taimed kohanevad veestressi korral nii, et juurestik ei laiene mitte külgede suunas vaid sügavusse, et suurendada vee omastamist (Durand et al., 2016). Juured kasvavad maapealse osa arvelt, see tähendab, et juurestiku suurenemise korral väheneb lehtede hulk või pind (Durand et al., 2016; W et al., 2010). Põuatolerantsuse indikaatoriks on sama liigi puhul näiteks närbumispunkt (Mitchell et al., 2013), mille vähenemine annab teada, et taim on peale kohanemist suuteline veelgi madalama veepotentsiaali juures vett omastama.

Maapealse taimeosa saab veestressi mõjusid tunda veidi hiljem, kui seda saavad juured. Veedefitsiidis väheneb lehtede arv ning väga madalate veepotentsiaalide korral lehed närbuvad ning heidetakse maha (Aspelmeier & Leuschner, 2006). Lehtede suurus väheneb veestressi korral samuti ning suhteliselt rohkem assimilaate transporditakse juurtesse (Dickson & Tomlinson, 1996).

Biomassi paigutuse muutusi liigniiskes mullas kasvavatel taimedel on suhteliselt vähe uuritud. Kui mullas tekib hapnikupuudus, siis ei omasta juured enam efektiivselt vett ega mineraalaineid (Parent et al., 2008). Täieliku üleujutuse korral taimed aga närbuvad (Possen et al., 2011). Samuti ei saa uued juured juba vähesegi hapniku korral normaalselt moodustuda ja areneda. Kogu maa-alune kasv pidurdub ning võrreldes paremate kasvutingimustega on taimel väiksema juurte massi korral ka väiksem juure pikkus, juuretippe arv ning absorbeeriv pind (Wang et al., 2015). Kohanemisel võib esineda ajutist peenjuurte moodustamise kiirenemist, kuid enamasti panustab taim rohkem olemasolevate juurte kasvu (Wang et al., 2015). Samuti ei ole ajutiste juurte hüdrauliline juhtivus kuigi kõrge ning nende tekkimine on rohkem suunatud toitainete omastamisele (Lamont, 2003). Kohanemised liigniiskusega on taimel pigem morfoloogilised, näiteks aerenhüümi või õhujuurte teke, kuid kõigil liikidel seda ei esine (Thomas et al., 2005). Tüve puhul on üheks morfoloogiliseks kohanemiseks õhupooride teke, mille kaudu on võimalik hapnikul difusiooni teel taime siseneda (Glenz et al., 2006; Visser et al., 2003).

Kui mullas veel ei teki anaeroobseid tingimusi, siis enamasti mulla veesisalduse suurenemisel suureneb taime kasv ja biomassi juurdekasv (Possen et al., 2011) aga kohe kui hapnik saab limiteerivaks, hakkab vähenema taime juurdekasv ning gaasivahetus (Glenz et

al., 2006). Näiteks on arukase seemikutel liigniiskes mullas kasvades leitud väiksem lehe pind kui normaaltingimustes kasvanutel (Wang et al., 2015).

1.4. Magistritöö eesmärgid

Erinevate faktorite mõju on looduslikes tingimustes toimuvate uuringute käigus raske eristada, kuna taimed on eksponeeritud paljudele faktoritele korraga ning keskkonnatingimusi on raske kontrollida või stabiilsena hoida. Lisaks välimõõtmistele on vajalikud eksperimentaalsed uuringud kontrollitud tingimustes, sest need võimaldavad uurida erinevate mõjude ulatust ja olulisust. See võimaldab välikatsete tulemusi interpreteerida ja tuleviku jaoks välja töötada mudeleid, mis kirjeldavad kuidas muutuvad kliimatingimused taimede kasvu mõjutavad.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli kasvukambrikatse abil eristada õhu- ja mullaniiskuse mõjusid arukase (*Betula pendula*) kasvukiirusele ja uurida kaasnevaid kohanemisreaktsioone. Antud töö käigus püütakse leida vastused järgnevatele küsimustele:

- 1) Milline on õhuniiskuse mõju arukase kasvule konstantsel mullaniiskusel?
- 2) Milline on arukase jaoks optimaalne mullaniiskus?
- 3) Kuidas muutub veepuuduse ja liigniiskuse puhul kasepuu erinevate osade biomass ja selle suhteline paigutus?
- 4) Milline on arukase reaktsioon liigniiskusele ja kas õhuniiskuse negatiivne mõju välikatses FAHM võis olla tingitud liigniiskusest?

2. MATERJALID JA MEETODID

2.1. Katse ülesehitus

Kasvukambritesse pandi kasvama meristeempaljundatud ca 10 cm pikkused arukase (*Betula pendula* Roth.) taimed (kloon V32). Materjal oli algselt pärit Kagu-Soomest Vehmersalmist ning meristeempaljundus on tehtud Ida-Soome Ülikoolis prof. Elina Oksaneni tööühma poolt.

Puud toodi kohale sooja autos veebruaris 2015. Juurestik pesti esialgselt substraadist ning taimed istutati 10 liitristesse konteineritesse, kus oli 10 kg välikatsest FAHM korralikult segatud mulda, mille maksimaalne veemahutavus (0,35 g vett 1 g kuiva mulla kohta) oli eelnevalt määratud. Välikatse paikneb Rõka külas Tartumaal, EMÜ Järvselja õppe- ja katsemetsakonna territooriumil (58°24'N, 27°29'E). Katses kasutatud mullatüüp on kirjeldatud erinevates eelnevates töödes (Rosenvald et al., 2014; Tullus et al., 2012). Puud kasvasid Percivali kasvukambrites (AR-95HIL) ajavahemikus 28.02.15-20.06.15 temperatuuril 22°C. Kõikides kambrites oli valgus sisse lülitatud iga päev ajavahemikus 9:00-23:00 ning keskmine valguse intensiivsus puude kohal oli 600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Kambrites 0, 1, 2 ja 3 hoiti suhteline õhuniiskus vastavalt tasemetel 65%, 55%, 55% ja 75%.

Igas kambris kasvas 12 arukaske ja iga individuaalse puu jaoks sai välja arvutatud potile kirjutatud kasvupoti kaal grammides, milleni tuli potti kasta, et hoida mullaniiskust etteantud kuuel kindlal tasemel vahemikus 35%-85% mulla maksimaalsest veemahtuvusest (tabel 1). Puid kaaluti ja kasteti igal hommikul kraaniveega mulla ettekantud kaaluni ning märgiti üles ööpäevane veekadu. Taimed paigutati pärast kastmist tagasi kambritesse juhuslikult, et paigutusest tingitud võimalikke valguse erinevusi ühtlustada.

Tabel 1. Erinevate kambrite töötluste kirjeldused.

Kambri nr.	Õhuniiskus	Mullaniiskus mulla maksimaalsest veemahtuvusest
0	65%	35%, 45%, 55%, 65%, 75% ja 85%
1	55%	35%, 45%, 55%, 65%, 75% ja 85%
2	55%	55% ja 75%
3	75%	55% ja 75%

Kokkuvõttes oli kaks erinevat katset:

- 1) katse õhuniiskuse mõju väljaselgitamiseks, samal ajal hoiti mullaniiskus konstantne;
- 2) katse mullaniiskuse mõju leidmiseks, kui õhuniiskus hoiti kogu katse ajal konstantsena.

2.2. Parameetrite mõõtmine

2.2.1. Puude mullaniiskuse määramine ning veekadu

Veesisalduse %, mille järgi kasepuid kasteti, määrati standardse meetodiga (Hillel, 1971). Lühidalt seisnes see selles, et leiti algse mulla maksimaalne veemahtuvus, lisaks kuivaine hulk mullas, mille põhjal arvutati kui palju vett on küllastunud olekus kasvupotis. Kindla mulla näiteks 40% veesisalduse protsent maksimaalsest veemahtuvusest saadi küllastunud mulla veesisalduse korrutamisel antud juhul 0,4-ga.

2.2.2. Taime transpiratsioonivoo arvutamine

Iga päev kasteti puid kindla kaaluni, sealt leiti päevane ning nädalane veekadu (4-7 päeva varieerudes).

Kord nädalas mõõdeti 5 lehe pikkus ning laius, millest saab arvutada kaudse lehe keskmise pindala (pikkus×laius) iga puu jaoks. Katse lõpus valiti igalt puult 10 lehte, millel mõõdeti kaudne pindala ning lisaks mõõdeti lehtede pindala optilise pindalamõõtjaga LI-

3100C (LI-COR *Biosciences*, Lincoln, NE). Lehe pikkuse ja laiuse korrutist ja pindalamõõtjaga mõõdetud pindala abil leiti lehtede täpsem pindala järgneva regressioonvõrrandi järgi:

$$\text{lehe pindala} = - 3,4101 + 0,8481 \times (\text{pikkus} \times \text{laius}); (R^2=0,9489, p<0,001). \quad R(1)$$

Saadud regressioonvõrrandit kasutati katse vältel iganädalastel mõõtmistel lehtede keskmise täpsema pindala arvutamiseks. Iga puu kogu lehestiku arvutamiseks korrutati regressioonvõrrandist saadud keskmise lehe pindala lehtede arvuga antud puul. Katse lõpus sai pindalamõõtjaga mõõdetud ka kogu puu lehestiku täpne pindala.

Taime transpiratsioonivoo ($\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ööpäev}^{-1}$) leidmiseks jagati puu veekadu ja regressioonvõrrandi abil leitud lehestiku pindalaga.

2.2.3. Puude kasvuparameetrid

Kord nädalas pärast pungade puhkemist kolme kuu jooksul mõõdeti igal taimel erinevaid mõõtmeid. Igal puul mõõdeti 5 lehe (tipuleht, 3 varieeruvalt puu keskelt ning üks tüve lähedalt) pikkus ja laius (cm). Igal puul loendati kõik lehed ja kõrvalharud. Veel mõõdeti puu pikkus (cm) ja diameeter võimalikult mulla lähedalt (cm). Neid kasutati puutüve ruumala hindamiseks (cm^3) järgneva valemi abil

$$V = \frac{\pi \times (\frac{D}{2})^2 \times H \times FF}{100}, \quad (1)$$

kus D on puu diameeter, H on puu kõrgus ja FF on vormi faktor (Tullus et al., 2012). Konstantide eemaldamisel saadud lihtsustatud puutüve ruumala indeksi valemit:

$$V = D^2 H, \quad (2)$$

kus D on diameeter ning H on puu pikkus.

Katse lõppedes eraldati puude maa-alused ja maapealsed osad. Kuivatatult (vähemalt 48 h 60-65°C juures) kaaluti eraldi iga puu lehed, oksad ja tüvi. Maa-alune biomass pesti, võeti proov juuretippude loendamiseks ning jäeti kuivama. Eraldati < 2 mm ja > 2 mm juured ning maa-alune kannuosa ning kaaluti pärast kuivatamist eraldi. Alla 2 mm läbimõõduga juuri nimetatakse edaspidi peenjuurteks.

2.2.4. Juuretippude loendamine

Igalt puult võeti 5-7 cm pikkused peenjuurte proove kolmelt erinevalt jämejuurelt. Vees transporditi juureproovid laborisse ning pesti õrnalt voolava vee all üleliigsest substraadist. Programmiga WinRHIZO™ Pro 2003b (*Regent Instruments Inc.* 2003) mõõdeti peenjuurte kogupikkus, keskmine diameeter, juuretippude arv ja projektsioonipindala proovis. Mõõtmiste alusel arvutati hiljem kogu puu peenjuurte juuretippude arv riskorrutise teel:

kogu puu tippude arv = peenjuur per puu (g) × tippe ühest proovist / proovi kaal.

2.3. Andmete statistiline analüüs

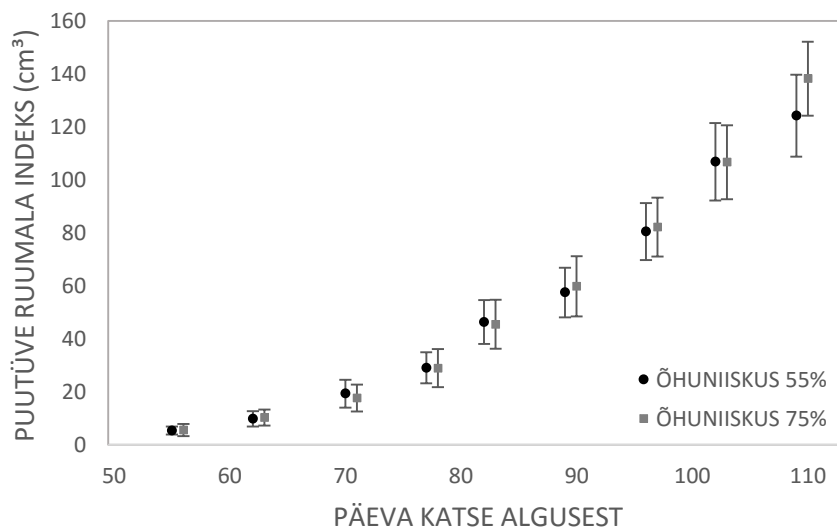
Algandmete sisestamiseks kasutati, esialgsed arvutused ning enamus jooniseid tehti programmiga MS Excel 2016 (*Microsoft Corp.*, USA). Andmete statistiliseks töötluks kasutati programmi Statistica 7.1 (*StatSoft Inc.*, USA). Mulla- ja õhuniiskuse mõju puutüve ruumalale leidmisel kasutati dispersioonanalüüsi korduvmõõtmiste jaoks (*General Lineral Models* (GLM), *Repeated Measures*). Juuritud regressioonisirgeid kasutati erinevate mullaniiskuste aga ka õhuniiskuste võrdlemisel, mille erinevust hinnati sirge tõusu ja standardvea järgi kasutades *Free Statistics Calculators* 4.0 (Soper, 2016). Erinevate taimeosade keskmiste statistilist olulist erinevust võrdlemiseks erinevate mullaniiskuste vahel kasutati T-testi. Eelkõige võrreldi mullaniiskuse, kus taimed olid saavutanud maksimaalse kasvu, statistilist olulisust teiste mullaniiskuste juurdekasvuga.

3. TULEMUSED

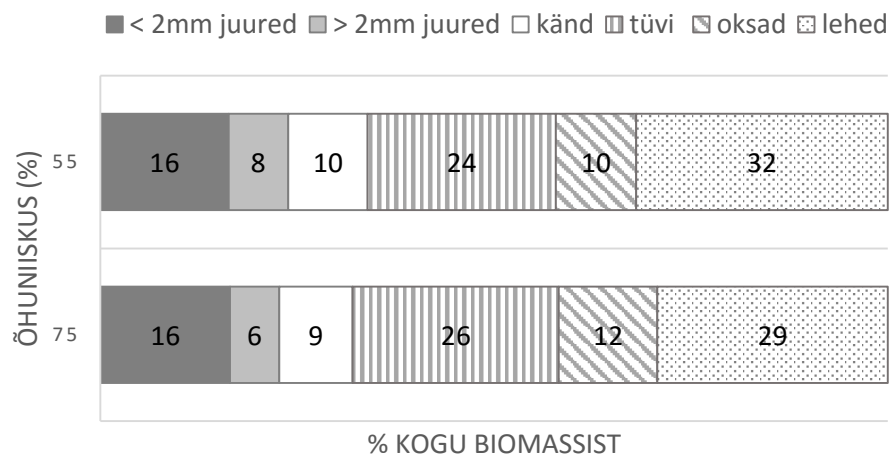
3.1. Õhuniiskuse mõju

Joonisel 1 on näidatud puude tüveruumala suurenemist ajas kahe õhuniiskuse (55% ja 75%) korral. Mullaniiskuse oli mõlemal juhul samasugune – 55% maksimaalsest mulla veemahutavusest. Puutüve ruumala indeksi (D^2H) järgi on näha, et taimede kasvukiirus on aja jooksul suurenenud, aga õhuniiskuse kasepuude tüve kasvule mõju ei avaldanud, statistilist olulisust erinevust õhuniiskustel 55% ja 75% mõõdetud kasvukõverate vahel ei leitud ($p > 0,05$).

Joonisel 2 on kujutatud kuivmassi jaotumine erinevatel õhuniiskuste töötlusel mullaniiskusel 55%. Erinevate taimeosade kuivmassid on esitatud protsentuaalse osana kogu taimede biomassist. Peenjuure hulk ei ole märgatavalt tõusnud, aga suuremal õhuniiskusel on suurem absorbeerivate juurte ning lehe massi suhe.

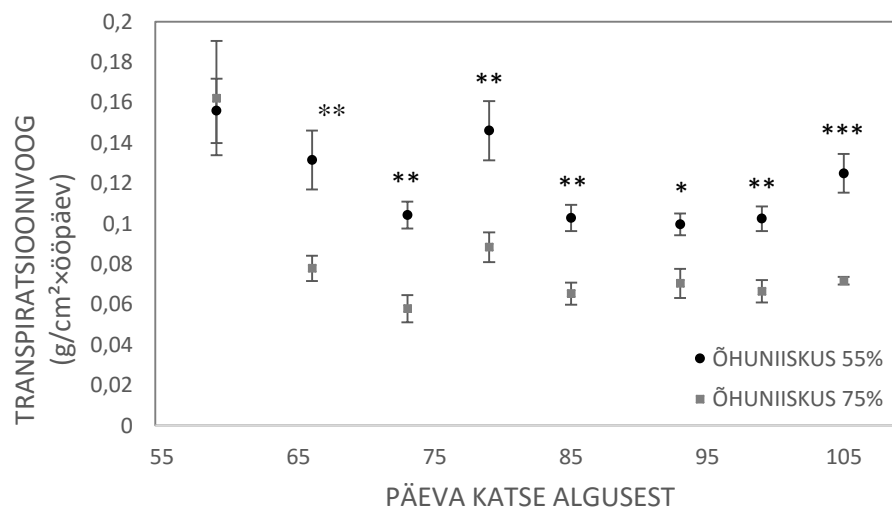


Joonis 1. Õhuniiskuste (55% ja 75%) mõju arukaskede tüve ruumala kasvule mullaniiskusel 55% (+/- näitab keskmise suuruse standardviga). Tulemusi võrreldi GLM korduvmõõtmiste mudeli abil ja olulist erinevust ei leitud ühelgi ajahetkel.



Joonis 2. Illustreeriv joonis taime erinevate osade protsentuaalne osa kogu kuivmassist erinevate õhuniiskuste (55% ja 75%) töötlustel mullaniiskusel 55%.

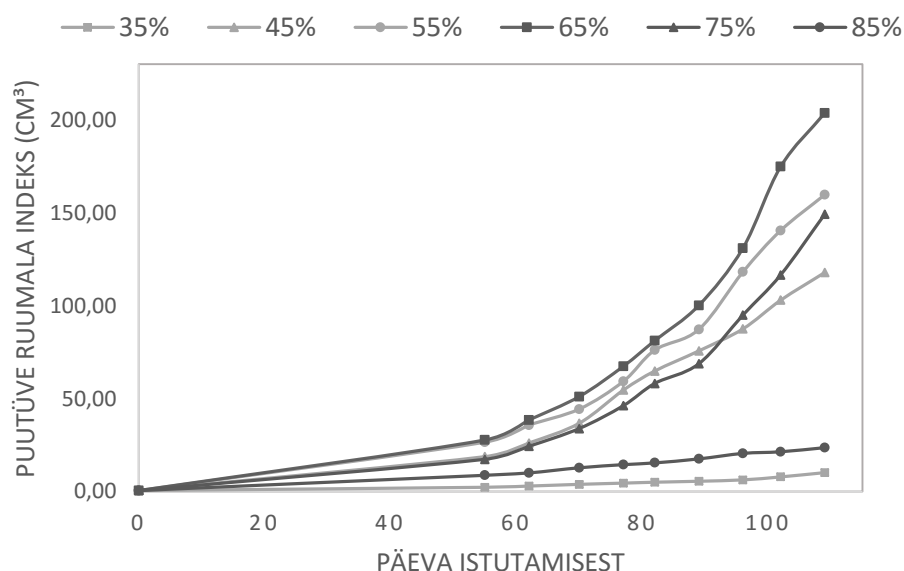
Transpiratsioonivood õhuniiskuses 55% ja 75% kasvanud puude kohta on esitatud joonisel 3. Transpiratsioonivoog taimedel muutub katse vältel mõlemal õhuniiskusel samasuguse seaduspärasuse järgi ning nädala keskmised transpiratsioonivood erinevatel õhuniiskustel erinevad statistiliselt olulisel määral.



Joonis 3. Transpiratsioonivoo muutus mullaniiskusel 55% erinevatel õhuniiskustel (55% ja 75%) (+/- näitab keskmise suuruse standardviga). Statistiliselt olulised erinevused õhuniiskuste vahel samal ajahetkel on märgitud tärnidega ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$).

3.2. Mullaniiskuse mõju

Erinevate mullaniiskuste (vahemikus 35%-85% mulla maksimaalsest veemahtuvusest) mõju puutüve ruumala indeksi juurdekasvule on vaadeldav joonisel 4. Esimene mõõtmiskord oli enne, kui taimed istutati katsepottidesse ning siis puude tüve mõõdud oluliselt ei erinenud. Tüve juurdekasvud arvatatigi selle esialgse tüve ruumala indeksi suhtes. Kõveratele leiti juuritud regressioonisirgeid ja võrreldi omavahel ning maksimaalne tüvemahu indeks oli teistest oluliselt erinev (Tabel 2).

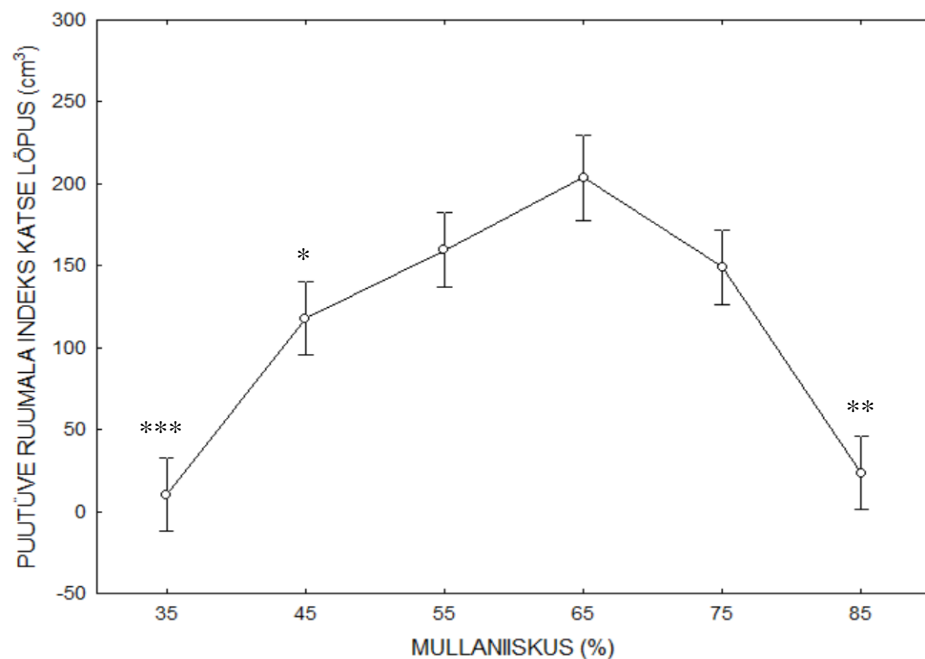


Joonis 4. Illustreeriv joonis puutüve ruumala muutustest katse vältel erinevatel mullaniiskustel.

Tabel 2. Erinevatel mullaniiskustel (35%-85%) mõõdetud tüveruumala erinevuse tõenäosused. Statistilised olulised erinevused on märgitud tumedamalt (võrreldud on joonisel 4 toodud puutüve mahu kasvu kõverate juuritud regressioonisirgeid erinevatel mullaniiskustel).

	35%	45%	55%	65%	75%	85%
35%		< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,009
45%	< 0,001		0,010	< 0,001	0,008	< 0,001
55%	< 0,001	0,010		0,011	0,603	< 0,001
65%	< 0,001	< 0,001	0,011		0,039	< 0,001
75%	< 0,001	0,008	0,603	0,039		< 0,001
85%	0,009	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	

Joonisel 5 on näidatud puutüve ruumala erinevatel mullaniiskustel katse lõpus. Kõige parem (maksimaalne) puutüve mahu juurdekasvu järgi oli mullaniiskusel 65%. Nii veedefitsiidi kui ka liigniiskuse puhul toimus puutüve ruumala mahu langus võrreldes maksimaalse kasvuga. Samuti pole maksimaalse tüvemahu suhtes kuivemad ja liigniisked mullad sümmeetriliselt, vaid liigniiskuse puhul on mõju järsem.

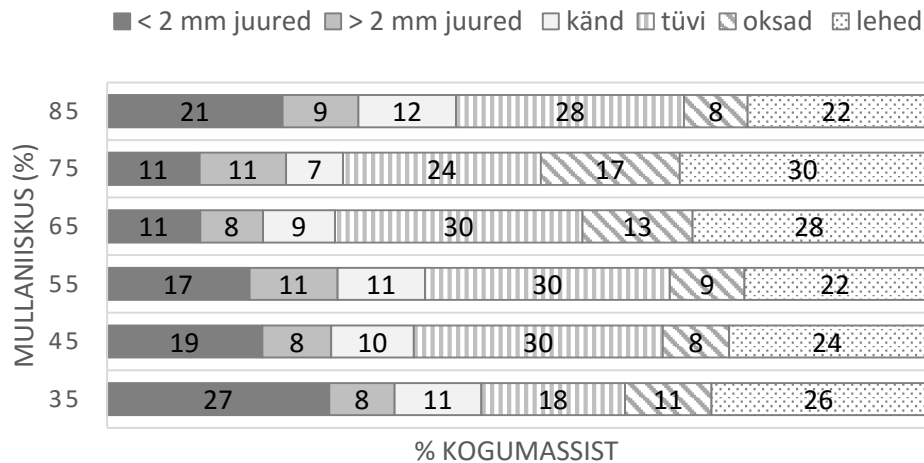


Joonis 5. Puutüve ruumala muutused erinevatel mullaniiskustel katse lõpus (+/- näitab keskmise suuruse standardviga). Statistiliselt olulised erinevused kasvu maksimaalsest (mullaniiskusel 65%) märgitud tärnidega ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$).

3.3. Puude maa-aluses ja maapealses osas mullaniiskuse mõjul toimuvad kohanemisprotsessid

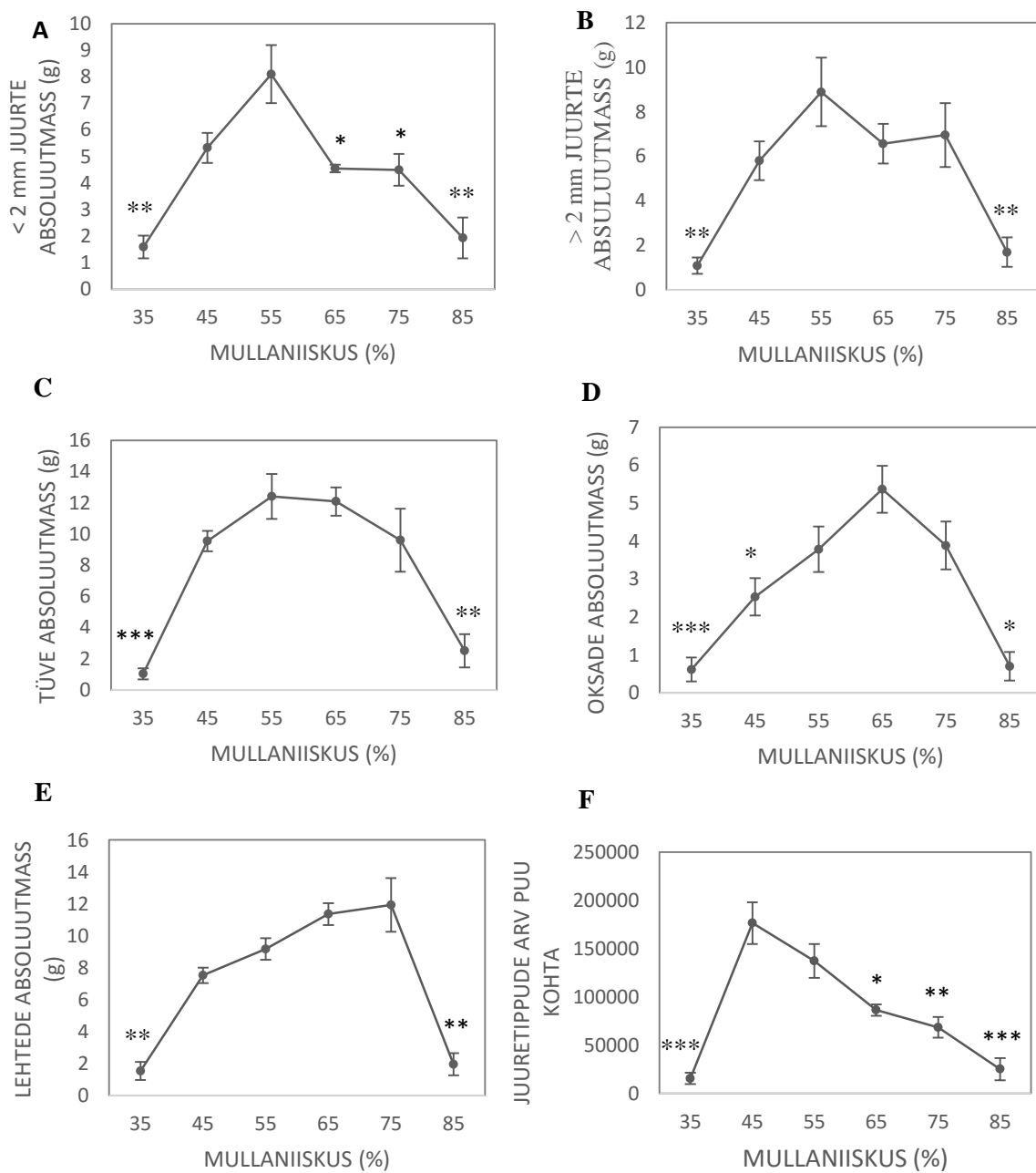
Taimeosade kuivmassi muutusi erinevatel mullaniiskustel on näha illustreerivalt jooniselt 6. Kujutatud on erinevate taimeosade massiprotsent kogu taime biomassist. Maa-alused taimeosad on suuremad kui 2 mm juured, kuhu kuulub ka känd, ning väiksemad kui 2 mm läbimõõduga juured. Maapealsed osad eraldi on kujutatud tüve, oksade ning lehtede massiprotsendid kogu biomassist. Juurte puhul on näha massi suurenemist kuivematel muldadel, samuti ka liigniiskes mullas (85%) kasvanud taimedel. Tüve puhul on maksimaalsed väärtused sarnased mullaniiskustel 45%-65%. Lehtede ning oksade

massiprotsent muutub erinevatel mullaniiskustel sarnaselt, maksimaalsed protsendid on mullaniiskusel 75%.



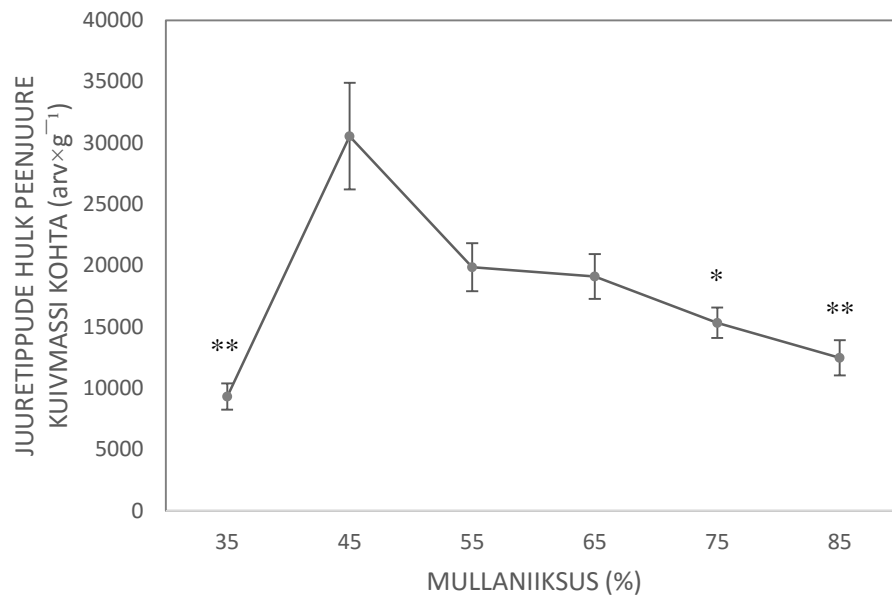
Joonis 6. Illustreeriv joonis biomassi paigutusest erinevatesse taimeorganitesse erinevatel mullaniiskustel kasvanud puudes.

Kogu kuiva biomassi paigutust näeb joonisel 7. Maa-alune biomass koosneb < 2 mm juurtest, kuhu on liidetud ka imijuured koos juuretippudega, ning suurematest kui 2 mm läbimõõduga juured, kuhu kuulub ka maa-aluse kännu kuivmass. Maapealne biomass koosneb tüve, oksade ning lehtede kuivmassist. Kuigi iganädalasel puu ruumala juurdekasvu kordusmõõtmistel tuli tüve kasvu optimaalseks mullaniiskuseks 65% (joonis 5), siis jooniselt 7 on näha, et puu tüve massi (7C) optimum võiks olla ka veidi madalamal mullaniiskusel, näiteks 60% juures. Ilmneb trend, et juurte (nii < 2 mm läbimõõduga juurte (7A), kui ka > 2 mm juurte (7B)) kasvuoptimum asub kuivemas mullas (45% ja 55% vahel), kui tüve massi maksimum. Samas mullaniiskuse vahemikus (45% juures) oli ka maksimaalne juuretippude arv (7F). Juurtele vastupidiselt olid lehtede (7E) ja oksade (7D) kuivmassi maksimum tüvega võrreldes kõrgemal mullaniiskusel (ca 75%). Seda võib tõesti välja tuua vaid trendina, sest hajuvus mõõtmistulemuste vahel oli suur ja mõõdetud puid oli igal mullaniiskusel vaid 4.



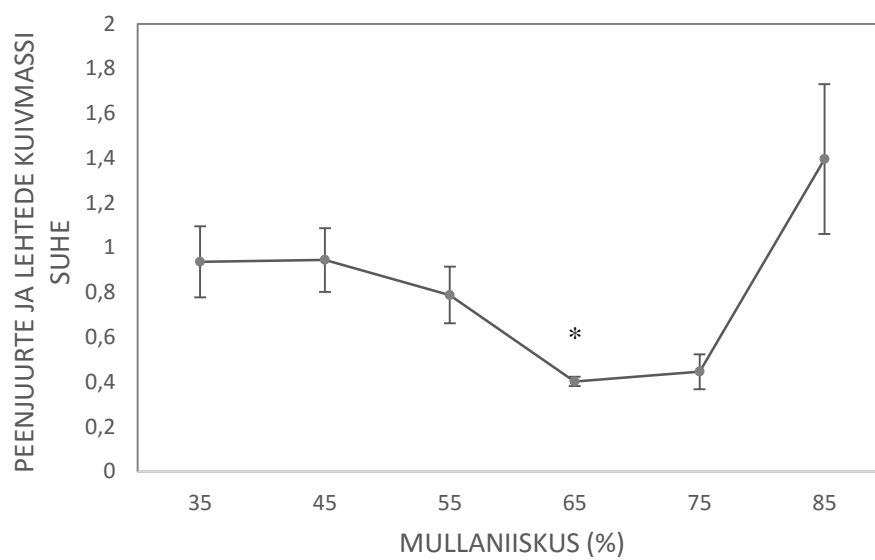
Joonis 7. Mullaniiskuse mõju a) < 2 mm juurte, b) > 2 mm juurte, c) tüve, d) oksade, e) lehtede kuivmassile ning f) juuretippude arvule (keskmised väärtused märgitud punktina ja +/- näitab keskmise suuruse standardviga). Statistiliselt olulised erinevused kasvu maksimaalsest on märgitud tärnidega ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$).

Juuretippude hulga ja peenjuurte kuivmassi suhe on näha joonisel 8. Võrreldes peenjuurte kuivmassi optimumiga 55%-sel mullaniiskusel, siis juuretippe peenjuurte kuivmassi kohta hakkab juurde tulema madalamal mullaniiskusel 45%, vähenedes oluliselt veel kuivemas mullas.



Joonis 8. Juuretippude hulk peenjuure kuivmassi kohta puul erinevatel mullaniiskustel (+/- näitab keskmise suuruse standardviga). Statistiliselt olulised erinevused kasvu maksimaalsest on märgitud tärnidega ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$).

Jooniselt 9 on mullaniiskusest sõltuvalt esitatud < 2 mm juurte ning lehtede kuivmassi suhe, mis on madalam niisematel muldadel (65% ja 75%). Suhteliselt suur ja oluliselt miinimumväärtusest erinev on peenjuurte osa lehtedega võrreldes liigniiskes mullas kasvavatel väga väikestel puudel, aga suhe suureneb trendina ka kuivemates muldades.



Joonis 9. Peenjuurte ja lehtede kuivkaalu suhe (+/- näitab keskmise suuruse standardviga). Statistiliselt olulised erinevused kasvu maksimaalsest on märgitud tärnidega ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$).

4. ARUTELU

4.1. Õhu- ja mullaniiskuse mõju

FAHMi katsealal on näidatud õhuniiskuse valdavat negatiivset mõju arukase ja hübriidhaava tüve ruumala ja biomassi juurdekasvule, aga ka mineraalainete sisaldusele taimedes (Rosensvald et al., 2014; Sellin et al., 2013, 2015; Tullus et al., 2012). Kuid siiski on küsimuseks, kas õhuniiskuse mõjutab otseselt puude kasvu või on see vahendatud hoopis õhuniiskuse tõusust põhjustatud mullaniiskuse suurenemise poolt. See küsimus on õigustatud, kuna mükoriisa uuringud viitavad mõningasele hapnikupuudusele mullas (Parts et al., 2013) ja pole ka teada, milline on arukase ja hübriidhaava optimaalne mullaniiskuse välikatses.

Käesoleva magistr töö aluseks olevas kasvukambrikatses, kus hoiti mulla veesisaldus konstantne, ei mõjutanud õhuniiskuse suurendamine oluliselt arukase tüve ruumala juurdekasvu (joonis 1). Seega võib tõesti oletada, et negatiivse mõju ilmnemises FAHMil oli oma osa koos õhuniiskuse suurenemisega suureneval mullaniiskusel. Nagu FAHMilgi vähenes kasvukambrikatses kõrgemal õhuniiskusel transpiratsioon (Kupper et al., 2011), mida on näha selle töö joonisel 3 ning ühtlasi toimus ka kohanemine peenjuurte suhtelise hulga suurenemise näol (Parts et al., 2013) ja mida näitab ka käesoleva töö joonis 2. Silmnähtavat peenjuurte massi erinevust kahe õhuniiskuse vahel siinses töös siiski ei esinenud (joonis 2), kuid kõrge õhuniiskuse töötlusel oli < 2 mm juurte biomassi ning lehtede massi suhe niisutuses suurem, mis näitab samuti peenjuurte kohanemist (Kupper et al., 2016 (esitatud ajakirja *Regional Climate Change* avaldamiseks)). Varem on oletatud, et kiirekasvuliste puude puhul võib kasvupeetuse põhjuseks FAHMil olla vähenenud transpiratsioonist põhjustatud mineraalainete transpordi vähenemine (Kupper et al., 2011; Tullus et al., 2012). Joonisel 3 on samuti näha transpiratsioonivoo vähenemist, kui õhuniiskuse on suurem, aga see ei vii kasvukiiruse vähenemisele (joonis 1). Seega ei saa transpiratsiooni vähenemine olla ainuke põhjus kasvupeetuse tekkimiseks niiskes õhus. Õhulõhede juhtivuse erinevuse kohta erineval õhuniiskusel ei saa midagi kindlat väita, ilmselt õhulõhede juhtivus pole õhuniiskuse suurenemise tõttu oluliselt kasvanud, nagu seda lühiajalistes katsetes tihti täheldatakse (Nejad & Van Meeteren, 2005; Torre et al., 2003).

Mullaniiskuse mõju taime kasvule FAHMi katsealal ei ole seni uuritud, kuid siiski on leitud, et õhu niisutamine suurendab mullaniiskust pindmises mullakihis (Kukumägi et al., 2014). Arukase kohta pole kasvuks optimaalne mullaniiskus täpselt teada, sest väga palju sõltub mulla omadustest ja ka taime genotüübist. Üldiselt on kasepuud suhteliselt vähenõudlikud toitainete suhtes mullas ning kasvavad kõige paremini mullas, mis on mõõdukalt niiske ning piisava hapnikusisaldusega (Hynynen et al., 2010). Selles katses, kus kasutati FAHMi toodud mulda, kasvas arukase tüvi kõige paremini mullaniiskusel 60-65% maksimaalsest mulla veemahtuvusest (joonis 4 ja 7C). Kui võrrelda jooksvalt mõõdetud mulla veesisaldusega FAHMi (Kukumägi et al., 2014), saame öelda, et FAHMi esineb tavalisel aastal küllalt tihti mullaniiskust, mis ületab kase kasvuks optimaalset niiskust, st. mõõdukas liigniiskus on kevadel ja suve esimesel poolel FAHMi üsna tavaline.

Meie katses vähenes arukase kasv optimaalsest kuivemas mullas oluliselt juba mullaniiskusel 55%, kuivematest muldadest rääkimata. See on üsna tavaline reaktsioon veestressile. Näiteks Possen et al. katses saadi, et kuivas mullas kasvanud kasetaimedel oli biomassi juurdekasv vähenenud – nii puu kõrgus kui tüve diameeter olid väiksemad. Taime rakukasv oleneb veesisaldusest taimes, aga ka rakuseina materjali sünteesi kiirusest (Claeys & Inze, 2013). Veepuuduse ajal väheneb maapealsete taimeosade juurdekasv ka sellepärast, et on vaja aktiveerida vee omastamist juurte kaudu ja vastupidavust võimalikele kahjustusele, mis stressiga seoses on tekkinud. Enamasti väheneb kõigepealt varre (tüve) juurdekasv (Claeys & Inze, 2013). Taimel on vaja leida tasakaal kasvu, mis kindlustab taime konkurentsivalmiduse, ning ellujäämiskindluse vahel, mis sõltub stressi tugevusest ja kestvusest (Claeys & Inze, 2013). Siinses töös oli väga kuivas mullas kasvavate taimede puhul näha tüve ruumala minimaalset juurdekasvu (joonis 4). Veepuuduses on taime esimeseks reaktsiooniks sulgeda õhulõhed, et vähendada veekadu. Taimel võib väheneda ka fotosüntees, mille tõttu süsiniku omastamine aeglustub (Chaves et al., 2002).

Niiskem muld peaks puu kasvu soodustama senikaua, kuni õhuruumid mullas täituvad veega ja tekib hapnikupuudus (Glenz et al., 2006). Siinses katses ilmnis see mullaniiskusel üle 65% (joonis 5). Õhulõhede juhtivus ja transpiratsioon tihti suurenevad ajutiselt koos tekkiva niiskusega (Gajanayake et al., 2014). Meie töös on näha, et mullaniiskusel 75% toimub juba küllalt järsk puutüve mahu juurdekasvu vähenemine (joonis 5). See näitab, et liigniiskusele ei kohane kask nii hästi kui kuivusele, mille puhul sama kasvu langus nõuab suuremat muutust mulla veesisalduses.

Pikemaajalise liigniiskuse korral õhulõhede juhtivus lehtedes väheneb (Parent et al., 2008). Üleujutamise tagajärjel väheneb transpiratsioon ning mineraalainete hulk taime maapealsetes osades, sest anaeroobne hingamine ei taga küllaldast ATP-d vee ja mineraalainete transpordiks ja see võib hakata kasvu mõjutama (Nilsen & Orcutt, 1996). Taime kasvamisel tugeva liigniiskuse tingimustes on taime biomassi juurdekasv väga väike nagu on ka joonisel 4 - 85% mullaniiskusel puhul. Fotosünteesilise aktiivsuse muutused liigniiskuse korral, mis tulenevad lämmastiku puudusest, erinevad liigiti ja sõltuvalt taime tolerantsusest.

4.2. Taime biomassi muutused ja kohanemised erinevates mullaniiskustes

See et veedefitsiit mullas võib oluliselt mõjutada puude kasvu ja füsioloogilisi parameetreid, on teada juba pikka aega, aga puudu jääb kvantitatiivsetest andmetest konkreetsete liikide jaoks. Näiteks on teada, et harilik pöök (*Fagus sylvatica*) on palju tundlikum veedefitsiidile kui kivitamm (*Quercus petraea*), kuid suure osa liikide jaoks andmed puuduvad või on pealiskaudsed (Aspelmeier & Leuschner, 2006; Durand et al., 2016; Possen et al., 2011).

Meie katses esines väga tugev mõju arukase summaarsele biomassile mullaniiskusel 35%, aga mullaniiskustel, mis on kasvuoptimumile lähemal, toimub pigem kohanemine biomassi ümberjaotumise teel juurte kasuks (joonis 7 ja 9). See toimub puu maapealse osa arvel (Leuschner et al., 2001; Vile et al., 2012) ja seda eriti tüve, aga ka lehtede arvel. Veestressis taimedel on vähem lehti ja need on tihti ka väiksemad (Aspelmeier & Leuschner, 2006). Lehtede kuivmassi vähenemist on näha joonisel 7E. Vähendamaks veekadu väheneb õhulõhede juhtivus, väheneb ka fotosüntees ning nii maapealne kui ka maa-aluse biomassi juurdekasv (Gajanayake et al., 2014), kuid stressi suurenedes juure-võrse suhe suureneb (Benjamin et al., 2004; Chaves et al., 2002; Pezeshki, 2001). Seepärast võib ka juurte biomassi suurenemine seletada joonisel 5 asjaolu, et puutüve ruumala kuivas mullas ei lange nii järsult kui see toimub liigniiskes mullas

Kui vaatleme peenjuurte osakaalu kogu biomassist meie katses (joonis 6), siis on näha selle suurimat väärtust just väga kuivas mullas, kus puu juurdekasv on väga väike. Kuivusele kohanemist on meie katses näha juba mullaniiskuse minimaalsel vähenemisel

(55%-ni), kus juurte kuivmassi osakaal kogu biomassis juba suureneb (joonis 6). Juurte suurenevat biomassi täheldati kuivema mulla puhul ka harilikul põõgil (Leuschner et al., 2001), aga alles mullaniiskuse neljakordsel vähenemisel. Sama liigi puhul on täheldatud peenjuurte absorbeeriva pinna suurenemist, kui keskmine aastane sademete hulk vähenes (Hertel et al., 2013). Oluline on just peenemate juurte kohanemine, sest suuremate juurte funktsiooniks on pigem taime fikseerimine, toitainete varu loomine ning selle suunamine vajadusel ka maapealsetesse osadesse (Bengough et al., 2011; Leuschner et al., 2001; Paula & Pausas, 2011). Juuretippude arv peenjuurte kohta muutub veedefitsiidi algstaadiumis vähe, aga see kasvab mulla kuivades (joonis 8). Lisaks võivad muutuda juurte funktsionaalsed parameetrid, näiteks hüdrauliline juhtivus (Wang et al., 2015).

Mulla niiskuse suurenemisega üle optimaalse mullaniiskuse (65%) hakkab vähenema summaarne biomass, kuid lehtede biomass (joonis 7E) ja osakaal (joonis 6) veel pigem kasvavad. Sarnaseid tulemusi on saanud ka Possen et al., 2011. Enam vähem sarnaselt muutub nii lehtede kui ka oksade biomass, kuna suurema fotosünteesiva pinna jaoks on vaja ka rohkem oksa. Optimaalsest veidi niiskema mulla puhul (75% mulla maksimaalsest veemahtuvusest), kui füsioloogilised protsessid juurtes pole veel palju muutunud, võib lehestiku ja fotosünteesi suurenemine olla esmane kohanemine liigniiskusega, kuid see võib olla tingitud ka floemi transpordi häirumisest juurte kasvu vähenemise tagajärjel (Catovsky & Bazzaz, 1999). On tõesti ka varem leitud, et veidi liigniiskes mullas, kus pole veel anaeroobseid tingimusi tekkinud ning juurte töö on veel korras, suurendab taim oma maapealset biomassi (Possen et al., 2011). Eelkõige suureneb lehtede osakaal.

Suurema liigniiskuse puhul toimuvatest funktsionaalsetest muutustest võiks nimetada õhulõhede juhtivuse ning fotosünteesi intensiivsuse vähenemist, mis vähendavad süsiniku omastamist ning selle kaudu ka taime kasvu (Glenz et al., 2006). Seda on näha ka jooniselt 5, kus 85% mullaniiskuse juures väheneb drastiliselt biomassi juurdekasv ja panustatakse juurte suhtelise osa suurendamisse (joonis 6). Ka joonis 9 näitab, et hakkab suurenema absorbeeriva biomassi osakaal ning väheneb lehtede osakaal. Ilmselt on arukaskedel 85% sel mullaniiskusel juba väga tugev hapnikupuudus. Tugeva liigniiskuse puhul ei lase taimede juured vett enam nii hästi läbi ning väheneb juurte hüdrauliline juhtivus. Sellega võib kaasneda isegi taime närbumine, mida kinnitab mõnede puude hukkumine kuivema õhuga katses.

KOKKUVÕTE

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli uurida mullaniiskuse ja õhuniiskuse mõju arukase (*Betula pendula*) kasvule kasvukambrites. See aitaks interpreteerida välikatse FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*) tulemusi, mis näitavad puude kasvu pidurdumist aga ka mullaniiskuse tõusu suurenenud õhuniiskuse korral. Kontrollitud tingimustega kasvukambrikatses kasvatati meristeempaljundatud arukase taimi a) stabiilsel mullaniiskusel, aga erinevatel õhuniiskusel ning b) stabiilsel õhuniiskusel, kuid erinevatel mullaniiskustel.

Õhuniiskuse kasv kasepuude tüve kasvule konstantsel mullaniiskusel mõju ei avaldanud, kuid kohanemisreaktsioonina suurenes peenjuurte ning lehtede kuivmassi suhe.

Leiti arukase erinevate osade kasvu sõltuvus mullaniiskusest. Tüve, juurte ja lehtede juurdekasv oli maksimaalne erinevatel mullaniiskustel, vastavalt siis 65%, 50% ja 75% juures maksimaalsest mulla veemahtuvusest. Juuretippude peenjuurte massi kohta oli kõige rohkem üsna kuivas mullas 45% juures. Oli selgelt näha, et taim kohaneb kuivemale keskkonnale maa-aluse biomassi suurendamisega ja see toimis maapealse biomassi arvelt. Mullaniiskuse suurenemine üle 65% põhjustas järsu vähenemise summaarse biomassi kasvus ning arukase kohanemine liigniiskusele, kui seda üldse toimus, ei olnud ilmselt suunatud mitte kasvu säilitamisele vaid ellujäämisele, mida näitas ka väga kidur kasv ja mõnede puude hukkumine mullaniiskusel 85%.

Et mullaniiskus FAHMi niisutusringides on olnud tihti suurem kui 65%, õhuniiskuse suurendamine optimaalsel mullaniiskusel kasvukambrites arukase kasvu ei pidurdanud ja kasv oli väga tundlik liigniiskusele võis õhuniiskuse negatiivne mõju välikatses FAHM tõesti olla põhjustatud mulla liigniiskusest.

The effects of soil and air humidity to the growth of silver birch (*Betula pendula*)

Marili Sell

Summary

The aim of this present Master's thesis was to find out the effects of soil moisture variations and air humidity on the growth of silver birch seedlings. These results would be helpful to find out why in Free Air Humidity Manipulation (FAHM) experiment, plants have showed decline in growth at higher air humidity and also soil moisture is rising in this experiment. Silver birch seedlings were grown in controlled growth chamber a) grown in stable soil moisture, but in different air humidities and b) stable air humidity, but soil moisture was various.

Elevated air humidity had no significant effect on tree stem volume growth in stable soil moisture throughout the experiment, but acclimation in the fine roots and leaf drymass ratio was notable.

Different plant biomass in various soil moistures was studied. Stem, roots and leaves optimal drymass in different soil moistures was respectively 65%, 50% ja 75%. Maximal root tip and finne root ratio was in more dry soil (45%) and the acclimation of belowground biomass was at the expense of aboveground biomass. Because of over 65% soil moisture the plant biomass growth declined, the acclimation of silver birch in waterlogged soils was rather for survival, not to remain its' growth.

Soil moisture in FAHM experiment has often been over 65% and in this growth chamber experiment elevated humidity had no effect on silver birch tree growth and also trees were very sensitive to waterlogging, so we can conclude that the negative effect on tree growth in FAHM experiment can be indeed be caused by elevated soil moisture.

TÄNUSÕNAD

Suured tänud oma juhendajale, Anu Sõber, lõputöö juhendamise ja mõistva suhtumise eest. Samuti sooviksin tänada katse läbiviimise eest järgmisi inimesi: Marge Sepp, Pille Mänd, Ivika Ostonen, Priit Kupper ja Ingmar Tulva. Tänud veel andmete analüüsil abiks olnud inimestele, eelnevatele lisaks veel Krista Lõhmus ja Mare Vähi.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Aspelmeier, S. & Leuschner, C.** (2006). Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth): leaf and root morphology and carbon partitioning. *Trees*, 20(1), 42–52.
- Bacon M.A.** (2004). Water use efficiency in plant biology. Oxford, Blackwell Publishing Ltd, 1–22.
- Bengough, A. G., McKenzie, B. M., Hallett, P. D. & Valentine, T. A.** (2011). Root elongation, water stress, and mechanical impedance: A review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany*, 62(1), 59–68.
- Benjamin, J. G., Nielsen, D. C., Vigil, M. F., Mikha, M. M. & Calderon, F.** (2004). Water Deficit Stress Effects on Corn (*Zea mays*, L.) Root:Shoot Ratio. *Open Journal of Soil Science*, 4(4), 151–160.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S. & Mooney, H.A.** (1985) Resource limitations in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 363–392.
- Boisvenue, C. & Running, S. W.** (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity - Evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12(5), 862–882.
- Catovsky, S. & Bazzaz, F. A.** (1999). Elevated CO₂ influences the responses of two birch species to soil moisture : implications for forest. *Global Change Biology*, 5, 507–518.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P. & Pereira, J. S.** (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239–264.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osorio, M. L. & Pinheiro, C.** (2002). How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany*, 89(7), 907–916.
- Claeys, H. & Inze, D.** (2013). The Agony of Choice: How Plants Balance Growth and Survival under Water-Limiting Conditions. *Plant Physiology*, 162(4), 1768–1779.
- Cramer, M. D., Hawkins, H.-J. & Verboom, G. A.** (2009). The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia*, 161(1), 15–24.

- Crawford, A. J., McLachlan, D. H., Hetherington, A. M. & Franklin, K. A.** (2012). High temperature exposure increases plant cooling capacity. *Current Biology*, 22(10), R396–R397.
- Daley, M. J. & Phillips, N. G.** (2006). Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree physiology*, 26(4), 411–419.
- Davi, H., Dufrene, E., Francois, C., Le Maire, G., Loustau, D., Bosc, A. & Moors, E.** (2006). Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 141(1), 35–56.
- DeLaune R.D., Pezeshki S.R. & Pardue J.H.** (1990). An oxidation-reduction buffer for evaluating physiological response of plants to root oxygen stress. *Environmental and Experimental Botany* 30, 243–247.
- Dickson, R. E. & Tomlinson, P. T.** (1996). Oak carbon metabolism in response to water stress. *Annal Forest Science*, 53, 181–196.
- Durand, M., Porcheron, B., Hennion, N., Maurousset, L., Lemoine, R. & Pourtau, N.** (2016). Water deficit enhances C export to the roots in *A. thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots. *Plant Physiology*, 170(3), 1460–1479.
- Fanourakis, D., Carvalho, S. M. P., Almeida, D. P. F., van Kooten, O., van Doorn, W. G. & Heuvelink, E.** (2012). Postharvest water relations in cut rose cultivars with contrasting sensitivity to high relative air humidity during growth. *Postharvest Biology and Technology*, 64(1), 64–73.
- Feng, S. & Hu, Q.** (2004). Changes in agro-meteorological indicators in the contiguous United States: 1951–2000. *Theoretical and Applied Climatology*, 78(4), 247–264.
- Flexas, J. & Medrano, H.** (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2), 183–189.
- Gajanayake, B., Raja Reddy, K., Shankle, M. W. & Arancibia, R. A.** (2014). Growth, developmental, and physiological responses of two sweetpotato (*Ipomoea batatas* L. [Lam]) cultivars to early season soil moisture deficit. *Scientia Horticulturae*, 168, 218–228.
- Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I. & Kienast, F.** (2006). Flooding tolerance of

Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management*, 235(1-3), 1–13.

Granier, A., Reichstein, M., Breda, N., Janssens, I. A., Falge, E., Ciais, P. & Wang, Q. (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(1-2), 123–145.

Hanewinkel, M., Cullmann, D. A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J. & Zimmermann, N. E. (2012). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3(3), 203–207.

Hansen, R., Mander, Ü., Soosaar, K., Maddison, M., Lõhmus, K., Kupper, P. & Sõber, J. (2013). Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape Ecology*, 28(4), 637–649.

Hertel, D., Strecker, T., Müller-Haubold, H. & Leuschner, C. (2013). Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient - Is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *Journal of Ecology*, 101(5), 1183–1200.

Hillel D. (1971). Soil and Water – Physical principles and processes. New York, Academic Press, 68-70.

Hogg, E. H., Brandt, J. P. & Michaelian, M. (2008). Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1373–1384.

Hynynen, J., Niemistö, P., Viherä-Aarnio, A., Brunner, A., Hein, S. & Velling, P. (2010). Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in Northern Europe. *Forestry*, 83(1), 103–119.

IPCC: Climate Change 2013. (2013). The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., and Midgley P.M. (eds.)], Cambridge University Press, Cambridge and New York, 1–29.

Jaagus, J. & Mändla, K. (2014). Climate change scenarios for Estonia based on climate

models from the IPCC Fourth Assessment Report. *Estonian Journal of Earth Sciences*, 63(3), 166–180.

Johnson, D. M. & Smith, W. K. (2008). Cloud immersion alters microclimate, photosynthesis and water relations in *Rhododendron catawbiense* and *Abies fraseri* seedlings in the southern Appalachian Mountains, USA. *Tree physiology*, 28(3), 385–392.

Kont, A., Jaagus, J. & Aunap, R. (2003). Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Global and Planetary Change*, 36, 1–15.

Kozłowski, T. T. & Pallardy, S. G. (1997). Growth control in woody plants. Academic Press, USA.

Kukumägi, M., Ostonen, I., Kupper, P., Truu, M., Tulva, I., Varik, M. & Lõhmus, K. (2014). The effects of elevated atmospheric humidity on soil respiration components in a young silver birch forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 194, 167–174.

Kupper, P., Söber, J., Sellin, A., Lõhmus, K., Tullus, A., Räim, O. & Söber, A. (2011). An experimental facility for free air humidity manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany*, 72(3), 432–438.

Lamont, B. B. (2003). Structure, ecology and physiology of root clusters - A review. *Plant and Soil*, 248(1-2), 1–19.

Latutrie, M., Mérian, P., Picq, S., Bergeron, Y. & Tremblay, F. (2015). The effects of genetic diversity, climate and defoliation events on trembling aspen growth performance across Canada. *Tree Genetics and Genomes*, 11(5), 1-14.

Leuschner, C. (2002). Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 197(4), 262–274.

Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O. & Runge, M. (2001). Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management*, 149(1-3), 33–46.

Mitchell, P. J., O'Grady, A. P., Tissue, D. T., White, D. A., Ottenschlaeger, M. L. &

- Pinkard, E. A.** (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 197(3), 862–872.
- Nejad, A. R. & Van Meeteren, U.** (2005). Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity. *Physiologia Plantarum*, 125(3), 324–332.
- Nilsen, E. T. & Orcutt, D. M.** (1996). Physiology of plants under stress: abiotic factors. New York [etc.], John Wiley & sons, 333.
- Nishiuchi, S., Yamauchi, T., Takahashi, H., Kotula, L. & Nakazono, M.** (2012). Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice*, 5(1), 1–14.
- Parent, C., Capelli, N., Berger, A., Crèvecoeur, M. & Dat, J. F.** (2008). An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant stress*, 2(1), 20–27.
- Parts, K., Tedersoo, L., Lõhmus, K., Kupper, P., Rosenvald, K., Sõber, A. & Ostonen, I.** (2013). Increased air humidity and understory composition shape short root traits and the colonizing ectomycorrhizal fungal community in silver birch stands. *Forest Ecology and Management*, 310, 720–728.
- Paula, S. & Pausas, J. G.** (2011). Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia*, 165(2), 321–331.
- Pezeshki, S. R.** (2001). Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46(3), 299–312.
- Possen, B. J. H. M., Oksanen, E., Rousi, M., Ruhanen, H., Ahonen, V., Tervahauta, A. & Vapaavuori, E.** (2011). Adaptability of birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) genotypes to different soil moisture conditions. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1387–1399.
- Reyer, C., Guericke, M. & Ibisch, P. L.** (2009). Climate change mitigation via afforestation, reforestation and deforestation avoidance: And what about adaptation to environmental change? *New Forests*, 38(1), 15–34.
- Ritchie, J. T.** (1998). Soil water balance and plant water stress. Kluwer Academic Publishers, 42.
- Rosenvald, K., Tullus, A., Ostonen, I., Uri, V., Kupper, P., Aosaar, J. & Lõhmus, K.**

(2014). Forest Ecology and Management The effect of elevated air humidity on young silver birch and hybrid aspen biomass allocation and accumulation – Acclimation mechanisms and capacity. *Forest Ecology and Management*, 330, 252–260.

Saxe, H., Cannell, M. G. R., Johnsen, O., Ryan, M. & Vourlitis, G. (2001). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149(123), 369–400.

Sellin, A. & Lubenets, K. (2010). Ecohydrology Bearing - Invited Commentary Transformation ecosystem change and ecohydrology: ushering in a new era for watershed management. *Ecohydrology*, 130, 126–130.

Sellin, A., Rosenvald, K., Õunapuu-Pikas, E., Tullus, A., Ostonen, I. & Lõhmus, K. (2015). Elevated air humidity affects hydraulic traits and tree size but not biomass allocation in young silver birches (*Betula pendula*). *Frontiers in Plant Science*, 6, 1-11.

Sellin, A., Tullus, A., Niglas, A., Õunapuu, E., Karusion, A. & Lõhmus, K. (2013). Humidity-driven changes in growth rate , photosynthetic capacity , hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*) *Ecological Research*, 28, 523–535.

Tambussi, E. A., Bort, J. & Araus, J. L. (2007). Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: A review of physiological aspects. *Annals of Applied Biology*, 150(3), 307–321.

Thomas, A. L., Guerreiro, M. C. & Sodek, L. (2005). Aerenchyma Formation and Recovery from Hypoxia of the Flooded Root System of Nodulated Soybean. *Annals of Botany*, 96(7), 1191–1198.

Trifilò, P., Raimondo, F., Nardini, A., Lo Gullo, M. A. & Salleo, S. (2004). Drought resistance of *Ailanthus altissima*: root hydraulics and water relations. *Tree physiology*, 24(1), 107–114.

Tullus, A., Kupper, P., Sellin, A., Parts, L., Sõber, J., Tullus, T. & Tullus, H. (2012). Climate Change at Northern Latitudes: Rising Atmospheric Humidity Decreases Transpiration , N-Uptake and Growth Rate of Hybrid Aspen, *Plus One*, 7(8), 1–11.

Wang, A.-F., Roitto, M., Sutinen, S., Lehto, T., Heinonen, J., Zhang, G. & Repo, T. (2015). Waterlogging in late dormancy and the early growth phase affected root and leaf morphology in *Betula pendula* and *Betula pubescens* seedlings. *Tree Physiology*, 00, 1-13.

Vile, D., Pervent, M., Belluau, M., Vasseur, F., Bresson, J., Muller, B. & Simonneau, T. (2012). Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: Independent or interactive effects? *Plant, Cell and Environment*, 35(4), 702–718.

Visser, E. J. W., Voesenek, L. A. C. J., Vartapetian, B. B. & Jackson, M. B. (2003). Flooding and Plant Growth. *Annals of Botany*, 91(2), 107–109.

Wu, C. A., Lowry, D. B., Nutter, L. I. & Willis, J. H. (2010). Natural variation for drought-response traits in the *Mimulus guttatus* species complex. *Oecologia*, 162(1), 23–33.

Internetileheküljed:

Soper, D. S. (2016). Free Statistics Calculators 4.0. Significance of the Difference between Two Slopes Calculator. [<http://www.danielsoper.com/statcalc>]. 07.04.2016.

Ladinakeelsed taimenimed on kontrollitud eestikeelsete taimenimede andmebaasist [<http://www.ut.ee/taimenimed>]. 18. mai 2016.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Marili Sell (17.05.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose Mulla- ja õhuniiskuse mõju arukase (*Betule pendula*) kasvule, mille juhendaja on Anu Sõber

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. Olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 20.05.2016